松毛虫赤眼蜂*Trichogramma dendrolimi Matsumura*个体发育与温度的关系

王承纶　王辉先　王野岸　路　红

（吉林省农业科学院植保所）

自从Saunder1882年在加拿大首次进行赤眼蜂释放试验以后，相继在欧洲、亚洲和美洲的一些国家开展了赤眼蜂的研究工作，并广泛地应用于防治棉、粮、糖、果、林和蔬菜等作物害虫，取得了不少成功的经验。我国早在三十年代浙江省就对赤眼蜂的生物学特性进行了试验；1936年广东等地利用赤眼蜂防治甘蔗螟做了试验；五十年代赤眼蜂在广东广西等地大面积推广应用于防治甘蔗螟和玉米螟等害虫；六十年代以来，赤眼蜂的利用研究在我国蓬勃地发展起来，防治对象不断扩大，已用赤眼蜂来防治棉铃虫、水稻纵卷叶螟、大豆食心虫、苹果卷叶蛾和松毛虫等多种害虫，防治面积达一千五百多万亩，并取得了良好的效果。

Flanders(1937) 对广赤眼蜂*Trichogamma evanesens* Westwood和食胚赤眼蜂*T. embryophagum*(Hartig)的胚胎发育进行了研究，他根据外部形态特征，提出了赤眼蜂的幼虫期可划分为三个阶段。利翠英（1961）的研究阐述了广赤眼蜂胚胎发育阶段各期解剖学及其生理特性。在前人的研究中，未涉及到个体发育和温度的关系。

我们在应用赤眼蜂防治害虫的实践中，体会到赤眼蜂的人工繁殖、贮存和适期释放，均与其个体发育的关系极为密切。只有弄清赤眼蜂的个体发育规律，才能切实做好培育壮蜂、安全贮存和适期放蜂；并对探索提高赤眼蜂的利用效果等具有重要意义。鉴于目前赤眼蜂的个体发育规律尚未明了，特别是赤眼蜂各发育阶段对不同温度特定要求，还缺少研究，对赤眼蜂的发生规律还未切实掌握。本文仅就不同温度条件，通过系统观察赤眼蜂的个体发育规律，找出赤眼蜂各虫期的发育起点温度及发育所需要的有效温积常数，从而为研究赤眼蜂的人工大量繁殖技术和提高利用效果提供科学依据。

一、实验材料和方法

1.实验材料：松毛虫赤眼蜂*Trichogramma* dendro*limi* Matsumura

2.方法：采用新鲜的柞蚕卵作寄主，以大蜂量快速接蜂法，经母蜂着卵稳定后一小

本文于1980年12月5日收到。

时，随即将所有的赤眼蜂除尽，把接蜂的卵片分装在3×20厘米的试管中，试管用双层硫酸纸封口，分别放置在6°C、10°C、15°C、20°C、25°C和30°C的不同温度条件下。系统观察的时间为：卵期每2小时剖检一次，至进入幼虫期为止；当幼虫期开始时，按每4小时剖检一次，直到赤眼蜂羽化结束。观察中选择有代表的个体，测体长和体宽，系统观察的实况采用显微摄影技术纪录。

3.关于各虫期发育起点温度与有效温积的计算方法，根据Reaumer提出的理论为依据。以NT=K来表示。式中：N为赤眼蜂各虫期生长发育所需的时间（日数或时数）；T为平均温度；K为常数。

发育速率$V=\frac{1}{N}$，因此，发育速率与温度的关系即为：$V=\frac{T}{K}$。赤眼蜂的起点发育温度在0°C以上，有效温积的公式应相应的校正为N(T－C)＝K．式中：C为发育起点温度；（T－C）为发育有效平均温度。因此，发育速率与温积的关系也应校正为$V=\frac{T-C}{K}$。

为了在多个处理中求出C和K，采用了统计学上常用的“最小二乘法”决定系数的公式（Richerdevn，1935）。K和C两个常数计算如下：

$$K=\frac{n\varepsilon VT-\varepsilon V\varepsilon T}{n\varepsilon V^2-(\varepsilon V)^2}$$

$$C=\frac{\varepsilon V^2\varepsilon T-\varepsilon V\varepsilon VT}{n\varepsilon V^2-(\varepsilon V)^2}$$

对温度的估计标准误差（St）可以由

$$St=\sqrt{\frac{\varepsilon Pi^2}{n}}$$求得．

二、实 验 结 果

（一）赤眼蜂的个体发育

卵期：赤眼蜂的卵呈棒状。长80.8～141.0微米，宽10.5～31.4微米，卵膜薄而透明。卵缺乏卵黄细胞。卵内布满着色颗粒和空泡（图片1）。在25°C的条件下，产卵后17小时，经多次细胞分裂，卵内的黑色颗粒随着胚盘细胞的分裂增殖而向卵的中央集中；产卵后34小时，胚体形成内外两层薄膜，继而胚体的前端出现口陷，在胚体的后端出现肛陷，此时就进入了囊胚期。胚胎由于摄取了寄主卵内的营养，胚体增大，卵膜渐渐消失（图片2），此时为卵的后期；产卵后36～38小时，经过一个时期的急剧变化，随着胚胎的迅速发育而消失，此时口陷部位形成一对微小而又弯曲的口钩，胚体能蠕动取食，这就是进入了幼虫阶段（图片3）。

幼虫期：赤眼蜂卵在25°C条件下经过36～38小时后，完成了胚胎发育，进入幼虫期，随即开始摄取寄主卵内的营养液。由于取食量逐渐增长，而形成一个前端小而后端

膨大的薄膜囊状，此时口钩增大而坚实，口钩部位可以自由伸缩吸取营养，在显微镜100倍条件下可明显观察到取食、及食物吸入体内通道的情况（图片4～5）。由于取食而使中肠充满了食物变得特别膨大，此时肛陷部位开口发育成为肛门，开始了幼虫期的第一次脱皮，其脱皮遗留物并常常依附于虫体的末端。随后沿着口陷位置的两侧逐渐增大，翅芽、足芽和脑芽亦逐渐形成。继而出现数条带状组织翻出体外，此时进入了幼虫期的第二次脱皮（图片8）。接着，虫体两端增大，体壁增厚，幼虫活动静止，停止取食，身体腹背显现出排列整齐的梅花点而进入前蛹期。

从系统观察中，根据幼虫的体形大小，口钩的形状及其大小，以及幼虫期间的两次脱皮，作者认为幼虫的发育可分为三个阶段，即幼虫初龄、幼虫中期和幼虫后期。

在实验的系统观察中发现，幼虫中期取食量逐渐增加，于第一次脱皮后肛陷即裂口，此时有排遗现象（图片6）。

据多次观察和系统发育的测验结果认为：寄主卵（柞蚕卵）内幼虫体的大小与单卵内幼虫的数量成反比。幼虫体的大小个体整齐与否，与产卵时间的长短关系极为密切。产卵时间短，幼虫个体越整齐；反之，则大小不一，发育不良。据多次实验结果表明，只要产卵时间短，卵期集中，发育整齐，即使一粒柞蚕卵内有158头幼虫，也能满足其完成发育所需的营养液，最后都能正常羽化，几乎全部破卵出蜂，蜂体整齐且健壮。

前蛹期：当幼虫体形逐渐变为头部宽大而尾小，随即出现第二次脱皮，此后幼虫停止取食，接着于腹背显出梅花点，足芽、翅芽显现，这是由幼虫后期进入前蛹期的特征标志（图片11—12）。在此期间，开始形成雏型的翅和足，并伸长翻出体外，头部与胸部的分界开始明显。接着，当复眼显出微红时，、带着梅花点特征的幼虫便进入蛹期。在25°C的条件下，产卵后108小时进入前蛹期；于产卵后184小时结束前蛹而进入蛹期。

蛹期：显复眼而呈朱红色是进入蛹期的特征（图片13）。据实验结果，吉林省产松毛虫赤眼蜂前蛹期的发育起点温度为11.03°C，有效温积为29.62（日度）；在10°C左右的条件下，幼虫可以极其缓慢地发育进入前蛹期，但由于满足不了前蛹的发育温度，所以，经历了三个多月，仍停留在梅花点阶段；当温度提高到15°C时，不久即复眼显红，标志着已完成了前蛹期的发育阶段。

进入蛹期后，头、胸、腹三部分已明显，头部的两侧，脑的后方，圆形的复眼和单眼已十分明显。继而体色淡黄，足芽继续伸长，足的节间也渐渐明显，翅芽增大，直到蛹后期，生殖器官发育较快，此时已能显出生殖器，其他器官均在蛹期发育完成。

成蜂：赤眼蜂在寄主卵内羽化后，即由雌蜂开始咬羽化孔，经约一天左右，才破卵壳爬出，从第一头蜂出壳到羽化出蜂结束（单卵蜂数为115头），在正常情况下，约为3～4小时，最后卵内遗蜂量极少。

（二）松毛虫赤眼蜂各虫期的发育起点温度和有效温积

1.不同温度条件下松毛虫赤眼蜂各虫期的发育速率

按公式$V=\frac{1}{N}$计算。例如卵期在6°C条件下为24天，所以其发育速率为$\frac{1}{24}$（即0.042）；同样，卵期、幼虫期、前蛹期和蛹期在不同温度本件下发育速率分别为不同的数列（见表1、图1.）。

表1.　　松毛虫赤眼蜂在不同温度条件下各虫期的发育速率

虫期 ＼ 温度(℃) / 发育速率	6	10	15	20	25	30
卵　期	0.042	0.158	0.273	0.461	0.633	0.800
幼 虫 期		0.111	0.146	0.286	0.343	0.481
前 蛹 期			0.126	0.207	0.316	0.599
蛹　时			0.083	0.150	0.333	0.375

从实验观察的结果，卵期在6°C条件下虽然经过了24天后进入了幼虫期，但是，它却长期停滞在幼虫阶段。在10°C条件下，幼虫可完成其发育阶段进入前蛹期，但是，经过三个多月的较长时间，尚未完成它的发育阶段，仍然处在前蛹期。直到把温度提高到15°C，才能够满足前蛹和蛹期的发育温度，才完成了各虫期的发育，最后羽化为成蜂。由此见可，温度与赤眼蜂的发育关系极为密切。

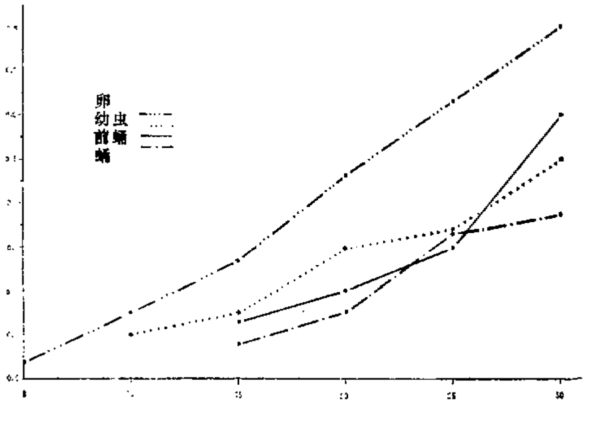


图1.　松毛虫赤眼蜂在不同温度下各虫期的发育速率

2.不同温度条件下各虫期的发育历期

松毛虫赤眼蜂的各虫期，在不同温度条件下的发育历期是在恒温条件下进行的，通过系统调查，结果如下（表2.图2）：

赤眼蜂自从产卵于柞蚕卵内，它的幼虫、前蛹、蛹和羽化成蜂的整个生活历期完全在寄主卵内渡过，最后羽化、破卵出蜂。在不同温度条件下完成各虫期所需要的时间相差很大。完成整个生活历期，在30°C条件下需要184.08小时；在25°C条件下需要256.08小时；在20°C条件下需要412.08小时；在15°C条件下需要732小时。

表2.　　松毛虫赤眼蜂在不同温度条件下的发育历期

发育阶段	在6℃发育所需时间(小时)	在10℃发育所需(时间小时)	在15℃发育所需时间(小时)	在20℃发育所需时间(小时)	在25℃发育所需时间(小时)	在30℃发育所需时间(小时)
卵　期	576	151.92	88.08	52.08	37.92	30.00
幼 虫 期		216.00	163.92	84.00	70.08	49.92
前 蛹 期			190.08	115.92	76.08	40.08
蛹　期			289.92	160.08	72.00	64.08

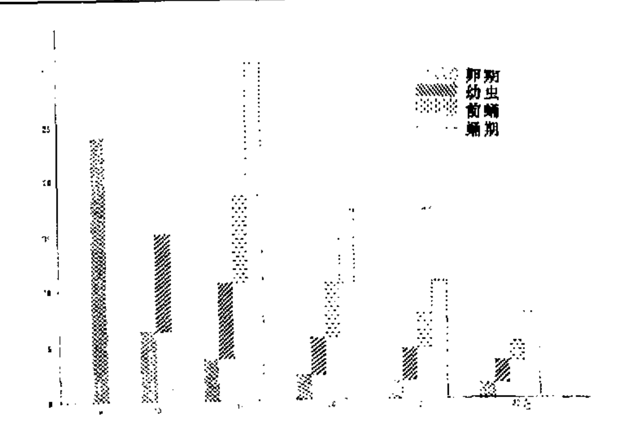


图2.　松毛风赤眼蜂在不同温度下各虫期发育历期

3.不同温度条件下松毛虫赤眼蜂各虫期的发育起点和有效温积

①卵期的发育起点温度和有效温积

根据实验结果（表3），将表中六组不同温度处理的发育速率（V），按"最小二乘法"求得卵期的发育起点温度、有效温积、温度和发育速率关系的理论公式。以此为例求得幼虫期、前蛹期和蛹期的发育起点温度、有效温积、温度和发育速率关系的理论公式。以此为例求得幼虫期、前蛹期和蛹期的发育起点温度、有效温积、温度和发育速率关系的理论公式（表4）。

表3.　松毛赤眼蜂卵期发育与有效温积的实验结果计算

T(℃) 处理温度	V 发育速率	VT	V^2	T′ (计算值)	T−T′ (pi)	$(T-T')^2$ $(pi)^2$	st
6	0.042	0.25	0.002	6.654	−0.654	0.428	
10	0.158	1.58	0.025	10.282	−0.282	0.079	
15	0.273	4.09	0.074	13.879	1.121	1.257	
20	0.461	9.22	0.212	19.760	0.240	0.058	
25	0.633	15.82	0.401	25.140	−0.140	0.020	
30	0.800	24.00	0.646	30.364	−0.364	0.133	
ε106	2.367	54.96	1.354			1.975	0.57

$$卵期发育起点温度(°C)=\frac{\varepsilon V^2\varepsilon T-\varepsilon V\varepsilon VT}{n\varepsilon V^2-(\varepsilon V)^2}=\frac{1.354\times106-2.367\times54.96}{6\times1.354-(2.367)^2}$$

$$=\frac{143.524-130.090}{8.124-5.603}=\frac{13.462}{2.521}=5.34$$

$$卵期有效温积(K)(日度)=\frac{n\varepsilon VT-\varepsilon V\varepsilon T}{n\varepsilon V^2-(\varepsilon V)^2}=\frac{6\times54.96-2.367\times106}{6\times1,354-(2.367)^2}=\frac{78.858}{2,520}=31.28$$

从实验的结果求得松毛虫赤眼蜂卵期的发育起点温度为5.34°C,有效温积为31.28日度；幼虫的发育起点温度为5.82°C，有效温积为51.85日度；前蛹的发育起点温度为11.03°C，有效温积为29.62日度；蛹期的发育起点温度为12.06°C，有效温积为44.40日度。

表4. 松毛虫赤眼蜂各虫期的发育起点温度和有效温积

发育级段	发育起点温度(℃) (C±St)	有效温积(K) (日度)	温度与发育速率关系的理论公式
卵期	5.34±0.57	31.28	$V=\frac{T-(5.34\pm0.57)}{31.28}$
幼虫期	5.82±1.27	51.85	$V=\frac{T-(5.82\pm1.27)}{51.85}$
前蛹期	11.03±2.83	29.62	$V=\frac{T-(11.03\pm2.83)}{29.62}$
蛹期	12.06±1.35	44.40	$V=\frac{V-(12.06\pm1.35)}{44.40}$
整个历期		157.15	

三、讨　论

1.赤眼蜂卵缺乏卵黄细胞，这一特征正是和其他寄生蜂类卵一样区别于非寄生性昆虫的卵。赤睛蜂在为完成其胚胎发育，囊胚期以后，胚体逐渐增大，必须从寄主卵内摄取营养。但是摄取营养液的途径是通过卵膜渗透？还是其他途径？尚难以定论。

2.当赤眼蜂胚胎发育即将结束，进入幼虫期前，卵膜内出现黑色颗粒向中央集中，此时明显可见有两层薄膜。其后，由于胚胎的迅速发育，很快黑色颗粒和外层薄膜又同时消失；接着前端口陷部位形成一对微小的口钩(有称上颚)，胚体蠕动取食而进入幼虫阶段。并不像其他昆虫的胚胎发育结束时幼虫破卵壳而出，似乎在第二层卵膜内完成胚胎发育后，于进入幼虫期的同时，第一层卵膜就消失了。作者认为这是寄生蜂类胚胎发育的一种特殊形式，也可称是一种拟孵化。

3.当进入幼虫期后，从系统观察中，作者根据幼虫口钩的大小、幼虫的体形和两次脱皮，认定赤眼蜂幼虫期可划分为三个阶段，基本同意Flanders所称赤眼蜂幼虫有三个阶段的划分方法。(1)即初龄幼虫、幼虫中期和幼虫后期。作者在多次的观察中发现在幼虫的第二阶段（幼虫中期）和第三阶段（幼虫后期），即进入前蛹期前各有一次脱皮现象，其脱皮遗留物并常常依附于虫体的末端。

4.利翠英（1961）在研究赤眼蜂的个体发育中指出，幼虫构造简单，除了消化器管以外，在幼虫体内找不到在解剖学上比较完整的呼吸、排泄和循环等系统。但是作者在系统观察中曾发现在幼虫的第二阶段从肛口确有排泄现象。至于这是一种什么功能？有待进一步研究弄清。

5.关于赤眼蜂各虫期的发育起点温度和研究赤眼蜂发生期的关系，作者认为，昆虫

生活史中各虫期因对环境适应程度的不同，其发育起点温度和有效温积也就不能一样。如果把赤眼蜂的整个生活周期中各虫期的发育起点温度人为地确定为某一个温度，同时以此来推算和研究它的发生期和发生世代数，然后作为应用的依据，这就很不科学了。因此，只有研究明确了赤眼蜂各虫期的发育起点及其有效温积以后，才有可能根据实验的结果，参照一定的气温，预测赤眼蜂的发生期，以及安排冷贮，为田间大量释放提供准确的科学依据，所以，本实验对于研究赤眼蜂的发生规律、人工大量繁殖和田间应用很有现实意义。

6.从实验的系统测验的结果，像以柞蚕卵培育赤眼蜂，只要保证集中在1～2小时内产卵结束，每粒柞蚕卵可培育出100～150头体形整齐而健壮的赤眼蜂。同时在完成其发育以后，破卵出蜂的时间也较集中，遗蜂量极少。因此作者认为，只要实行快速繁蜂，使其集中产卵，就能够克服出现发育不整齐、缺翅和畸型等现象。至于以柞蚕卵作为繁蜂的寄主卵，按赤眼蜂的发育所需的营养为标准，到底能供给多少蜂为适宜？单卵多少蜂才真正是过寄生？确实应通过一系列实验从理论上给予明确，给今后对柞蚕卵的经济利用和如何培育壮蜂提供科学依据。

四、结　　论

1.由于赤眼蜂个体发育的各个不同阶段的所要求的条件和外部特征均有所不同，因而提供了划分发育阶段标准的依据，当胚胎发育完成后进入幼虫期的标志是取食。根据幼虫口钩的大小、体形和两次脱皮，幼虫期又可分为三个阶段，即初龄幼虫、幼虫中期和幼虫后期。幼虫停止取食后，腹背出现乳白色梅花点是进入前蛹期的标志。复眼显红是进入蛹期的特征。能爬行，并进行性交配是羽化成蜂的特征。

2.赤眼蜂各虫期的发育起点温度和有效温积常数各不相同，其实验结果为：

卵期的发育起点温度为5.34°C；有效温和常数为31.28日度。

幼虫期的发育起点温度为5.82°C；有效温积常数为51.85日度。

前蛹期的发育起点温度为11.03°C；有效温积常数为29.62日度。

蛹期的发育起点温度为12.37°C；有效温积常数为43.54日度。

3.赤眼蜂在不同温度条件下的发育历期：

10°C条件下：三个多月的时间，由于满足不了前蛹期发育温度的要求，只能长期停留在前蛹阶段而不能继续发育进入蛹期。

15°C条件下：虫体大，体色深。整个生活历期为30.5天。其中卵期3.67天，幼虫期6.83天，前蛹期7.92天，蛹期13.67天。

20°C条件下：整个生活历期为17.17天。其中卵期2.17天，幼虫期3.50天，前蛹期4.83天，蛹期6.67天。

25°C条件下：整个生活历期为10.67天。其中卵期1.58天，幼虫期2.92天，前蛹期3.17天，蛹期3.00天。

30°C条件下：整个生活历期为7.67天。其中卵期1.25天，幼虫期2.08天，前蛹期1,67天。蛹期2.67天。



图11 图版（1）8张

1.松毛虫赤眼蜂的卵 2.松毛虫赤眼蜂的卵后期 3.初孵幼虫 4.幼虫前期 5.幼虫前期 6.幼虫中期（幼虫排遗） 7.幼虫中期 8.幼虫脱皮

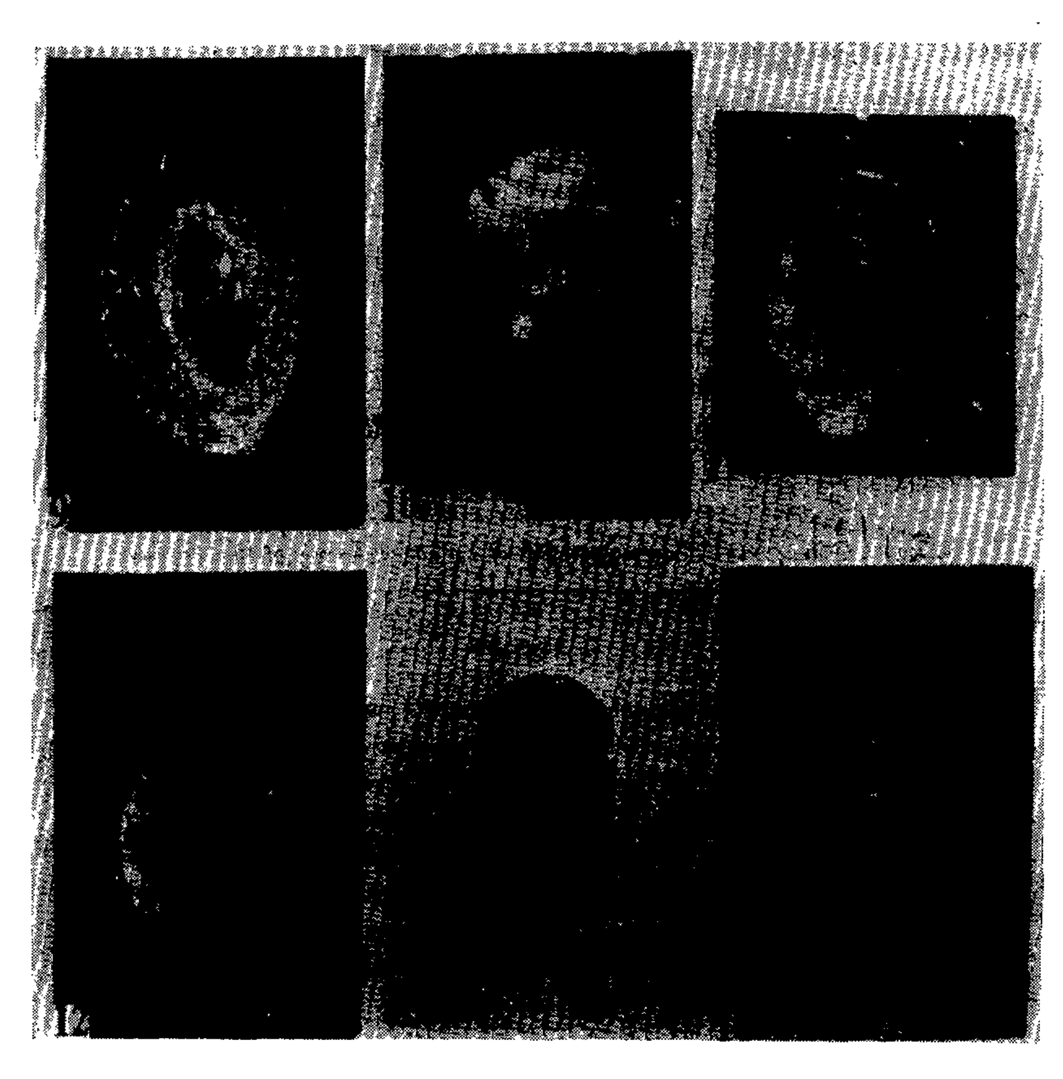


图12　图版(2)6张

图9～10幼虫后期　图11～12前蛹期　图13蛹期图14初羽化的成蜂

参 考 文 献

林昌略等 1956 有效温度法则在我国粘虫发生地理上的检验。昆虫学报 8：41——56.

利翠英 1961 赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* Weztw. 的个体发育及其对于寄主蓖麻蚕 *Attacus cynthia ricini* Boisd 胚胎发育的影响。昆虫学报 10：329——354.

Flanders, S. E. 1937 Notes on the life History and anatomy of *Trichogramma*. *Ann. Ento. soc. Am.* 30:304—308.

STUDIES ON THE RELATIONSHIP OF TEMPERATURE AND DEVELOPMENT OF *TRICHOCRAMMA DENDORLIMI* MATSUMURA

Wang Chenglun, Wang Huixie, Wang Yean and Lu Hong

(The Institute of Plant Protection, Academy of Agricultural Sciences of Jilin Province)

Abstract

1 Accoding to the physiological requirements and the external characteristics, the distinguishing standards of the embryonic developmental stages can be designed. After the embryo has completed its development, it begins to take food which indicates it enters the larval stage. When the dark spots appear on the dorsal abdomen the larva enters the prepupal stage. In the larval stage, three sub-stages may be divided, i.e., earlier larval stage, mid-larval stage and later larval stage.

2. Under the various constant temperature conditions carried out in the laboratory, the biological constants are computed as follows:

Stage	Threshold for development (°C) (C ± st)	Thermal constant (K) (Day degree)
Egg	5.34	31.28
Larva	5.82	51.85
Prepupa	11.03	29.62
Pupa	12.06	44.40
Complete duration		157.1